

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ У КУКУРУЗЫ

В. Г. Смирнов

Последние два десятилетия характеризуются широким использованием эффекта гетерозиса в практике сельского хозяйства. Гибриды самых различных культур все больше завоевывают обширные площади товарных посевов, обеспечивая высокие урожаи. Особенно широко гетерозис используется у кукурузы. Урожайность двойных межлинейных гибридов превосходит урожайность сортов и межсортовых гибридов кукурузы на 20—30%. Однако, семеноводство двойных межлинейных гибридов сложное, обходится довольно дорого, требует большой тщательности работ и больших затрат труда по кастрации материнских форм гибридов. Это значительно повышает стоимость гибридных семян. Требуется очень высокая тщательность удаления метелок, ибо в противном случае заметно снижается качество гибридных семян, понижается урожай товарных посевов. Обрывание метелок на кукурузе не поддается механизации из-за одновременного выметывания метелок. Так обстоит дело с кукурузой, которую, в сравнении с другими культурами, кастрировать значительно легче. Производить же массовую кастрацию у таких культур, как сорго, лук, сахарная свекла и др. в производственных масштабах невозможно.

Путь к устранению этих трудностей открылся тогда, когда стало возможным использование признака цитоплазматической мужской стерильности (цмс). Мужская стерильность, обусловленная в основном генотипически, была известна давно у самых различных культур. Эмерсон, Бидл и Фрезер (Emerson, Beadle a. Fraser, 1935) сообщают более чем о 25 генах мужской стерильности у кукурузы. Однако стерильность такого типа не могла быть использована в селекции.

Лишь с открытием мужской стерильности, в наследовании которой принимает участие цитоплазма, этот признак мог быть использован в селекционной работе. Многие линии с нормальной, фертильной пылью при скрещивании с такими стерильными по пыльце формами давали потомство с полностью стерильной пылью. При последующих многочисленных возвратных скрещиваниях с нормальными, фертильными линиями потомство неизменно имело полностью стерильную пыльцу. Таким образом, изменяющийся генотипический состав ядра в этих случаях не влияет на признак мужской стерильности, и наследование его осуществляется через цитоплазму. Однако у кукурузы все же были найдены линии с ядерными факторами, способными восстанавливать фертильность пыльцы при скрещивании с формами, имеющими «стерильную» цитоплазму. Следовательно, в данном случае можно говорить

о том, что признак цитоплазматической мужской стерильности обусловлен определенными ядерно-цитоплазматическими отношениями.

К настоящему времени цитоплазматическая мужская стерильность (которую далее в целях сокращения мы будем обозначать цмс) известна уже для очень многих родов и видов растений, а в некоторых случаях также и для животных. Значительная часть этих данных собрана в превосходной сводке Эдвардсона (Edwardson, 1956). Жуковский (1959) в обзоре данных по использованию гетерозиса у сельскохозяйственных растений подчеркивает большое биологическое значение признака цмс, который оценивается как один из путей эволюции к раздельнополости (двудомности) среди покрытосеменных растений. Поэтому вообще наличие такого признака можно ожидать у большинства семейств покрытосеменных.

Задачей настоящей статьи является рассмотрение признаков цмс у кукурузы, ибо у этой культуры он получил наибольшее практическое применение в практике селекции и семеноводства.

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ КУКУРУЗЫ С ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТЬЮ

Впервые признак цмс у кукурузы был обнаружен в 1937 г. Хенриком (Henricus), который назвал его линией *petite* (мелкая). Другим исследователем цмс у кукурузы является М. Н. Маджидович в нашей стране. Им же (Маджидович, 1959) описано скрещивание одной стерильной формы растения с другой, дающей при этом измена до 40% у потомков этого растения. Таким образом, в этих скрещиваниях с одной и той же линией цмс формируются потомки с признаком мужской стерильности. Этот признак связан с тем, что в потомках цмс мужской стерильности обусловлена цитоплазматическим фактором. Однако в данных самого Родеса есть указания на то, что в некоторых случаях при свободном оплодотворении растения с мужской стерильностью могут давать в потомстве одиночные фертильные и частично фертильные растения. Следовательно, все же в некоторых случаях цмс признак зависит и от генов ядра и обуславливается определенным взаимодействием ядерных генов и цитоплазмы.

К настоящему времени обнаружено уже много случаев различия форм кукурузы с цмс, но изучены они пока еще совершенно недостаточно. Однако исследование некоторых из этих форм привело к установлению ряда биологически различных типов цмс. Различия между типами цмс вскрываются по отношению одной и той же индивидуальной к разным формам, обладающим стерильной пылью. Одна и та же линия при скрещивании со стерильной формой одного типа может давать стерильное по пыльце потомство, а при скрещивании со стерильной формой другого типа — фертильное или частично фертильное потомство. Полные различия между многими типами цмс вскрываются множеством таких тестирующих скрещиваний.

Джонс, Стинсон и Ху (Jones, Stinson and Khoo, 1957) сообщают о том, что в 1937 г. Дженкинс (Jenkins) обнаружил признак цмс у формы кукурузы, происходящей от скрещивания между линией, несущей фактор *iojar* (айоджел), и формой *Teopod* (теопод). Сейчас можно встретить различные символы для обозначения цмс этого типа (*Teopod*, USDA, цмс₂). Наиболее общепринятым, однако, является обозначение этого типа цмс как S-типа.

Джини (Gini, 1939) сообщила о цмс, обнаруженной ею у кукурузы *amargo blanco*. Скрещивание стерильной формы с различными нормальными фертильными линиями давало F_1 либо полностью стерильное по

пыльце потомство, либо полностью фертильное, либо происходило расщепление на растения со стерильной и фертильной пылью.

Джозефсон и Дженкинс (Josephson a. Jenkins, 1948) изучали цмс, появлявшуюся в посевах гибридов, в которых использовались линии Индиана 33-16 и Ку27 в качестве материнских форм. Если последние использовались в качестве опылителей, стерильности не наблюдалось. Большинство простых гибридов с этими линиями были фертильными, тогда как трехлинейные и двойные гибриды были высокостерильными. Авторы предположили, что для проявления цмс этого типа необходимы по крайней мере два гена, привносимых от мужского родителя, в сочетании с цитоплазмой линий 33-16 или Ку27. Джонс, Стинсон и Ху (1957) предложили обозначать этот тип цмс как Н-тип.

Родс (1950) обнаружил новый тип цмс у растений, гомозиготных по гену нестерильности — iojap (айоджен). По мнению автора, наследование этого типа цмс идет исключительно через цитоплазму. Джонс, Стинсон и Ху (1957) предложили обозначить этот тип цмс как F-тип. Нам кажется, что это было бы рационально. Однако в настоящее время наиболее широко распространено обозначение этого типа цмс как типа Айоджен.

Джонс, Стинсон и Ху (1957) сообщают о цмс, обнаруженной у сорта кукурузы В из Бразилии, полученного в 1918 г. от Бриджера (Bridge). Цмс этого типа обозначена как В-тип (Бразильский тип). Шварц (Schwartz, 1951) описал еще один случай мужской стерильности у кукурузы, который он назвал типом Kys. Фримен (Freeman, 1952) сообщил об обнаружении цмс, обнаруженной в 1919 г. у сорта Rancho Barieto и Паранана. Эдвардсон (1956) и Бриггс (Briggs, 1957) сообщают о том, что Спрэг (Sprague) в Айове впервые наблюдал цмс у одной из генетических линий. Обычно этот тип цмс обозначается как тип Vg. Джонс, Стинсон и Ху (1957), получившие эту форму в 1952 г., обозначили этот тип цмс как С-тип. В 1951 г. Спрэг обнаружил цмс в посеве сорта Reid Yellow Dent (тип Reid, или R-тип).

В работе Джонса, Стинсона и Ху (1957) упоминаются еще четыре различных источника цмс. Это, во-первых, цмс, обнаруженная у желтозерного сорта зубовидной кукурузы из Турнии (тип А). Во-вторых, это цмс, найденная в линии B9Vgss, полученной в 1954 г. от Гейлвита (Gailnet) — тип D. В-третьих, это форма с цмс, выделенная из потомства гибрида Penna. 51-6 \times Pennsdale, полученного в 1954 году от Райта (Wright) — тип E. Наконец, в расщепляющемся потомстве гибрида (463 \times 471)2077, полученном в 1954 г. от Вернхема (Wernham), были обнаружены растения с цмс, обозначенной как тип G. Все эти четыре типа цмс еще очень мало изучены.

Мангельсдорф (Mangelsdorf) впервые обнаружил цмс у техасского сорта кукурузы Mexican Jippe и его производных. Затем в этих же образцах повторно этот тип цмс был найден Роджерсом (Роджерс и Эдвардсон, 1952) в США и Хаджиновым (Хаджинов, 1957а) в нашей стране. Назван он был техасским, или Т-типом.

В 1953 году на Кубанской опытной станции ВИРа цмс у кукурузы была обнаружена в посеве ряда коллекционных образцов и гибридов: Местная (из Сев. Осетии), Пиньолетто \times Чинквантино, Ганганку \times Чинквантино, Молдаванка \times Чинквантино. В 1954 г. 75% растений со стерильной пылью было обнаружено в посеве сорта Молдаванка оранжевая и 25% — в посеве сорта Молдаванка желтая (Галеев, 1956). Мужская стерильность всех этих форм оказалась одной природы, и этот тип цмс был назван молдавским типом (М-тип). Почти одновременно в этих же сортах кукурузы мужская стерильность была найдена и в

Молдавии (Коварский, 1959). С 1958 г. Т. С. Чалык ведет отбор высоко-стерильных семей с молдавским типом стерильности в коллекции из 370 образцов местных молдавских сортов кукурузы. Обнаружено 25 образцов с резко выраженной стерильностью пыльца, причем ряд семей на 100% передают признак цмс и не выбрасывают пыльников из колосков.

Бриггс (1956) сообщил о новом типе цмс, обнаруженном у гибридов кукурузы с участием линии M1984. Неполная мужская стерильность проявлялась у гибрида M1984 × M14, а рецессивный гибрид M14 × M1984 имел полностью фертильную пыльцу. Полная мужская стерильность наблюдалась еще у ряда гибридов с участием линии M1984 в качестве материнской формы: M1984 × K63, (M1984 × K63) × K63, (M1984 × M14) × WF9.

Мкртчян (1957) отмечает наличие форм с мужской стерильностью у 7 сортов кукурузы, в том числе у Молдаванки желтой и Молдаванки оранжевой. Это позволяет предполагать, что автор, возможно, имеет дело с М-типом цмс, обнаруженным уже ранее (Галес, 1956) в этих же сортах.

Вышеприведенное перечисление различных форм кукурузы, проявляющих признак цмс, может быть полезным для селекционеров при выборе исходного материала для работы.

НАСЛЕДОВАНИЕ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ

Известно очень мало случаев, когда бы мужская стерильность у кукурузы наследовалась исключительно через цитоплазму, вне зависимости от генотипа. В подавляющем большинстве случаев существуют генотипы, способные подавлять действие «стерильной» цитоплазмы, и генотипы, при которых такая «стерильная» цитоплазма способна вызывать стерильность пыльца. Иными словами, признак цмс обусловлен обычно определенными гено-цитоплазматическими отношениями.

Лучше всего эти отношения генов и цитоплазмы исследованы для техасского типа цмс. В работах Джонса (Jones, 1950a) Роджерса (Rogers, 1954), Экхардта (Eckhardt, 1954), Томаса и Джонсона (Thomas and Johnson, 1956) было высказано предположение о том, что восстановление фертильности пыльца при техасском типе цмс происходит благодаря наличию одного доминантного гена у восстанавливающей фертильность линии. Была предложена следующая схема:

$$\begin{array}{ccc}
 \text{цмс} & \times & \text{ферт.} \\
 \text{цит}^T rfrf & \downarrow & \text{цит}^N KfRf \\
 & \text{ферт.} & \\
 & \text{цит}^T Rfrf &
 \end{array}$$

Знаком цит^T обозначена цитоплазма линии, проявляющей цмс техасского типа, Rf — доминантный ген, восстанавливающий фертильность пыльца при наличии цитоплазмы T (от restoring fertility — восстанавливающий фертильность), цит^N — цитоплазма линии, имеющей фертильную пыльцу при любом генотипе, даже при $rfrf$. Знак \otimes обозначает самоопыление.

В экспериментах Эдвардсона (1955) эта схема прекрасно подтверждается. Им были получены при скрещиваниях следующие расщепле-

цмс \times [цмс \times ферт. (восст.)] ферт. \rightarrow 1 цмс : 1 ферт. (1408 стер. и 1471 ферт.)

цит^T *rfrf* \downarrow цит^N *RfRf*

ферт.

цит^T *Rfrf*

\otimes

3 ферт. : 1 цмс (из 3687 растений 2753 ферт. и 934 стер.)

цит^T *RfRf* цит^T *rfrf*
Rfrf

По данным Хаджинова (1959), наследование цмс осуществляется следующим образом:

ферт. \times ферт.
 цит^N *rfrf* \downarrow цит^N *RfRf*
 цмс \times ферт.
 цит^T *rfrf* \downarrow цит^N *Rfrf*
 1 цмс : 1 ферт. (155 стер. : 176 ферт. и част. ферт.)
 цит^T *rfrf* цит^T *Rfrf*

Сходные же данные приводятся и в работах Бликенштаффа, Томпсона и Гарвея (Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1958), Джонса, Стинсона и Ху (1957).

Однако перечисленные выше авторы в случаях неполного восстановления фертильности вынуждены предполагать полигенность наследования этого признака. Попытка вскрыть полигенность восстановления фертильности была предпринята Дьювиком (Duvick, 1956). Еще Брунсон (Brunson, 1954) и Снайдер (Snyder, 1955) предполагали, что восстановление фертильности при гехасском типе цмс обязано двум доминантным комплементарным генам. Дьювик (1956) на основании результатов своей обширной системы скрещиваний приходит к выводу о том, что все изученные им линии восстановители фертильности пыльны для гехасского типа цмс (линии ВН2, F5DD1, WG3, Ку21, К55) обладают двумя комплементарными доминантными генами восстановителями фертильности (условно обозначенными как А и В). Однако для проявления полной фертильности часто требуется дополнительно наличие еще ряда доминантных генов-модификаторов, причем эти гены могут вноситься как от линий-восстановителей, так и от линий со стерильной пылью. Поэтому неверно утверждение о том, что любые две линии, стерильные в цитоплазме Т, имеют одинаковый генотип в отношении всех генов восстановителей фертильности. Например, линии WF9^T и C106^T одинаково стерильны, но бэккроссы (WF9^T \times Ку21) \times WF9, (C106^T \times Ку21) \times C106 и тройной гибрид (C106^T \times Ку21) \times WF9 дают различное расщепление. Поэтому любое утверждение относительно количества генов-восстановителей у данной восстанавливающей фертильность линии действительно только в отношении к данной закрепляющей стерильность линии, использованной в качестве анализатора.

Представляет интерес рассмотрение двух примеров проведенного Дьювиком (1956) генетического анализа.

Первый пример. Линия ВН2 восстанавливает фертильность. Линии WF9 и C106 обе способны сохранять мужскую стерильность. Однако бэккроссы и тройные гибриды с этими линиями дают различное расщепление (табл. 1).

Расщепление по признаку цмс в бэкрассах и тройных гибридах

| Гибриды | Расщепление | |
|---|-------------|-------|
| | стер. | ферт. |
| WF9 ^T × (WF9 ^T × BH2) | 678 | 251 |
| (C106 ^T × BH2) × C106 | 471 | 434 |
| (C106 ^T × BH2) × WF9 | 135 | 167 |
| (WF9 ^T × BH2) × C106 | 87 | 93 |

Предположив для линий BH2, WF9 и C106 наличие у них же генов *A* и *B* (комплементарные гены, установленные в результате, *C* — модификатор), Дьюзик предлагает следующую схему для объяснения трех случаев расщепления 1:1:

| | | |
|---|-------|--------------------------------|
| (WF9 ^T × BH2) | линия | 1 |
| цит ^T <i>AaBbCc</i> × цит ^N <i>aabbcc</i> | WF9 | цит ^T <i>AaBbCc</i> |
| цит ^T <i>AaBbCc</i> } 3 ферт. | BH2 | цит ^N <i>aabbcc</i> |
| цит ^T <i>AaBbCc</i> } 2 ферт. | WF9 | цит ^T <i>AaBbCc</i> |
| цит ^T <i>AaBbCc</i> } 8 стер. | BH2 | цит ^N <i>aabbcc</i> |
| цит ^T <i>AaBbCc</i> } 8 стер. | | |

В других случаях гены в гомозиготном состоянии и в результате расщепления 3:1 в бэкрассах WF9 × (WF9^T × BH2).

Второй пример. Некоторых оларсских растений можно считать гомозиготными с соотношением 3 ферт.: 5 част. ферт.: 8 стер.: (C106^T × BH2) × C106 × 106 ферт.: 268 част. ферт.: 471 стер. (K4^T × Ку21) × K4 × 98 ферт.: 116 част. ферт.: 162 стер.

Объяснение, предложенное Дьюзиком, предполагает, что для проявления фертильности необходим ген *A*, но полная фертильность проявляется только при дополнительном наличии факторов *C* и *D* или *C* и *E* (в данном случае в схеме ген *B* не приводится, так как обе линии имеют *BB*).

| | | |
|--|-------|--------------------|
| (C106 ^T × BH2) × C106 | Линия | Генотип |
| цит ^T <i>AaCcLdEe</i> × цит ^N <i>aa cc dd ee</i> | BH2 | <i>AACCIDDEE</i> |
| | C106 | <i>aa cc dd ee</i> |
| цит ^T <i>AaCcDdEe</i> } 3 ферт. | | |
| цит ^T <i>AaCcDdee</i> } | | |
| цит ^T <i>AaCcdeEe</i> } | | |
| цит ^T <i>AaCcddEe</i> } 5 част. ферт. | | |
| цит ^T <i>Aa cc Dd Ee</i> } | | |
| цит ^T <i>Aa cc Dd ee</i> } | | |
| цит ^T <i>Aa cc dd Ee</i> } | | |
| цит ^T <i>Aa cc dd ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa Cc Dd Ee</i> } 8 стер. | | |
| цит ^T <i>aa Cc Dd ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa Cc dd Ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa Cc dd ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa cc Dd Ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa cc Dd ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa cc dd Ee</i> } | | |
| цит ^T <i>aa cc dd ee</i> } | | |

Дальнейшая работа Дьювика (Duvick, 1959) по выяснению наследования цмс техасского типа подтвердила вывод о том, что восстановление фертильности требует наличия двух доминантных факторов (получивших общепринятое обозначение Rf_1 и Rf_2). Однако было обнаружено, что почти все 90 изученных автором линий закрепителей стерильности имеют генотип $rf_1 rf_1 Rf_2 Rf_2$ и только линия WF9 оказалась в этом отношении уникальной, имея генотип $rf_1 rf_1 rf_2 rf_2$. Поэтому-то для большинства линий восстановление фертильности и осуществляется с помощью одного гена (Rf_1), ибо второй основной фактор (Rf_2) у них обычно уже присутствует в доминантном состоянии.

С результатами и выводами Дьювика хорошо согласуются данные, полученные Джонсом, Стинсоном и Ху (1957). Их данные подтверждают гипотезу о необходимости двух доминантных комплементарных генов-восстановителей для подавления действия «стерильной» цитоплазмы. Эти данные подтверждают также предположение о том, что при неблагоприятных погодных условиях для проявления полной фертильности необходимо наличие дополнительно еще ряда доминантных генов-модификаторов. Вторые поколения (F_2) одних и тех же гибридов дали различное расщепление по признаку цмс при выращивании в годы с различными погодными условиями. В 1955 г., в условиях чрезвычайно высокой влажности и повышенных температур, наблюдалось расщепление 480 ферт.:356 стер., хорошо соответствующее соотношению 9:7 (ожидаемое 170 ферт.:366 стер.). В 1956 г. условия влажности и температуры были нормальными и расщепление (1014 ферт.:331 стер.) очень хорошо соответствовало соотношению 3:1 (ожидаемое 1009 ферт.:336 стер.). Следовательно, в неблагоприятных погодных условиях 1955 года для полного восстановления фертильности выльцы требовалось наличие доминантного гена-модификатора, что и отразилось на характере расщепления.

Исследования, касающиеся установления факторов восстановителей фертильности для техасского типа цмс, привели уже к первым данным о сцеплении таких факторов. С использованием линии множественного анализатора по 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9 и 10 хромосомам Эдвардсону (1955) удалось показать сцепление факторов восстановителей фертильности с геном Gl_1 в 7 хромосоме. По этим факторам он получил расщепление не 9:3:3:1, а 178 $Gl_1 Rf$:45 $Gl_1 rf$:48 $gl_1 Rf$:27 $gl_1 rf$. Расстояние между генами Gl_1 и Rf равно $39,1 \pm 2,5\%$. В работах Снайдера (1955) и Бликенштаффа, Томпсона и Гарвея (1958) таким же методом с использованием двух линий множественных анализаторов было установлено сцепление Rf с генами A_1 и Lg_2 3-й хромосомы. Это видно из следующего соотношения классов:

$$\begin{array}{cccccccccccc} A_1 Lg_2 Rf & A_1 Lg_2 rf & A_1 lg_2 Rf & A_1 lg_2 rf & a_1 Lg_2 Rf & a_1 Lg_2 rf & a_1 lg_2 Rf & a_1 lg_2 rf \\ \text{51} & \text{14} & \text{5} & \text{23} & \text{72} & \text{13} & \text{31} & \text{101} \end{array}$$

(всего 312 растений). Расстояния между генами следующие:

$$A_1 \xrightarrow{36,2} Lg_2 \xrightarrow{20,8} Rf.$$

Наследование цмс во всех остальных случаях изучены значительно менее полно.

Родс (1931, 1933а, 1950), сообщая о выявленных им случаях цмс у кукурузы, подчеркивает наследование этого признака исключительно через цитоплазму, хотя ряд его данных (о чем уже было упомянуто) заставляет сомневаться в беспорности этих выводов.

Весьма интересные данные получил Бачерт (Buchert, 1958, 1959) при изучении наследования S-типа цмс. Бэккросс $\text{цит}^S Rf^2 rf^2 \times \text{цит}^N rf^2 rf^2$ давал нормальное расщепление на стерильные и фертильные растения, но тот же самый бэккросс, проведенный реципрокно ($\text{цит}^S rf^2 rf^2 \times$

кроме общепринятого мнения о том, что цмс у кукурузы обусловлена определенным взаимодействием генов и цитоплазмы, существует еще мнение о том, что гены могут вызывать изменения в цитоплазме, приводящие к развитию мужской стерильности. Такое мнение высказывает Родс (1950), полагая, что изменения в цитоплазме индуцируются рецессивным геном *iojap*. К такому же выводу приходит и Шварц (1951), обнаруживший как бы мутацию всей цитоплазмы из «нормальной» в «стерильную», что заставляет его предположить возникновение генной мутации, вызывающей изменения в цитоплазме.

Родс (1950) и Габельман (Gabelman, 1949) предполагают наличие в цитоплазме некоторых гипотетических частиц, ответственных за признак цмс. Высказывается даже предположение о вирусной природе этих частиц.

В заключение этого раздела следует остановиться на мужской стерильности типа *Kus*, обнаруженной Шварцем (1951). Для объяснения наследования мужской стерильности этого типа автор предлагает довольно сложную генетическую схему при участии цитоплазматического фактора. Однако, тщательный анализ предложенных схем показывает, что предположение наличия особого цитоплазматического фактора оказывается нецелесообразным. Это было отмечено и экспериментально проверено Ленгом и Ваишманом (Leng и Ваишман, 1955). Авторы решительно отмечают, что нецелесообразно использование мужской стерильности типа *Kus* в селекционной работе.

Таким образом, приведенные данные о генетических основах наследования признака цмс различных типов, в особенности данные по сравнительному изучению различных типов цмс, являются чрезвычайно важными для осознанного использования этих типов цмс в селекционной работе. Однако случай с типом *Kus* показывает, насколько тщательными должны быть исследования в этом направлении, предостерегает от поспешных и излишне сложных генетических схем и поспешных выводов, ибо от правильности предложенной генетической схемы зависит подчас успех в практическом использовании того или иного типа цмс.

Разногласия между авторами относительно наследования признака цмс могут быть отнесены отчасти за счет неполного знания генотипов исследуемых линий, а отчасти, вероятно, за счет различия в классификации метелок по стерильности, особенно в отношении частично фертильных метелок, которые одними авторами относятся к фертильным, а другими — к стерильным.

Детальное изучение генотипов линий закрепителей стерильности и восстановителей фертильности для различных типов цмс, возможно, позволит вскрыть наличие у ряда этих «различных» типов цмс лишь одного типа специфической «стерильной» цитоплазмы, что также облегчило бы селекционную работу с этими формами.

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ С ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТЬЮ И НОРМАЛЬНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Вопрос о цитологических и физиологических различиях между формами со стерильной и с фертильной пылью интересовал многих исследователей. У форм с цмс нарушений в мейозе не обнаруживается. Нормальное протекание мейоза в пыльниках различных стерильных форм кукурузы отмечали Родс (1933в), Джини (1939), Шварц (1951), Роджерс и Эдвардсон (1952), Ченг (Chang, 1954), Бриггс (1956), Куперман, Марьяхина и Байсугурова (1959), Устинова (1959). Дегенерация

пыльцы наступает после завершения мейоза, при переходе к спермиогенезу. Устинова (1959), Куперман, Марьяхина и Байсугурова (1959) отмечают, что у стерильных форм развитие мужского гаметофита не идет дальше стадии двуядерной пыльцы. Родс (1933) сообщал, что материнские клетки пыльцы, дающие нормальные пыльцевые зерна, содержат в цитоплазме палочковидные образования (очевидно, зачатки пластид), а материнские клетки пыльцы, которые дают стерильную пыльцу, содержат сферические образования. В исследованиях Роджерса и Эдвардсона (1952) таких различий не было обнаружено. Шварц (1950) отмечает, что недоразвитые пыльцевые зерна были лишены каких-либо специфических морфологических структур. Эдвардсон (1955) не обнаружил различий между стерильной и фертильной формами по количеству митохондрий. Ченг (1954), Джонс, Стинсон и Ху (1957) также не выявили каких-либо особых структур в цитоплазме стерильных форм. Исследуя име S и T-типов, Ченг (1954) отмечает, что материнские клетки пыльцы линий A158^S и A158^T меньше размерами, чем материнские клетки пыльцы фертильной линии A158. После завершения мейоза первый признак дегенерации в микроспорах стерильных форм — это подавление развития оболочек микроспор. Микроспоры стерильных форм меньше, имеют малозернистую, сильно вакуолированную цитоплазму. Подобные же изменения описывает Устинова (1959), и указывая на име молдавского типа. Одноядерные пыльцевые зерна у стерильных форм имеют малозернистую, жидкую цитоплазму, расположенную в тонким поперечным слоем, содержащую мало пластид и хлоропластов. Одноядерные пыльцевые зерна фертильных форм имеют цитоплазму густую, без вакуолей, с крупной зернистостью, богатую пластидами и митохондриями.

Все исследователи отмечают, что пыльцевые зерна в стерильных пыльниках сморщены и лишены крахмала. Бригетт (1956) показал, что у частично стерильного гибрида M1984 × M14 спустя 8 дней после мейоза наступают нарушения в образовании крахмала в пыльцевых зернах. Устинова (1959) у стерильных форм молдавского типа обнаружила, что в стерильной пыльце отсутствует крахмал, она богата аскорбиновой кислотой, аминокислотами, гетероауксином и жирами. В последнее время различия между стерильными и фертильными формами пытаются установить с помощью хроматографии. Эдвардсон (1955) обнаружил наличие в хроматограммах стерильных пыльников линии C106^T флюоресцирующего и нингидрин-позитивного вещества, отсутствовавшего в хроматограммах пыльников фертильной линии C106. Эта реакция указывает на наличие в стерильных пыльниках таких аминокислот, которых нет в фертильных пыльниках на определенной стадии развития. Ху и Стинсон (Khoo a. Stinson, 1957), Джонс, Стинсон и Ху (1957) сообщают о результатах хроматографического анализа нескольких типов цмс у кукурузы, причем эти исследования проводились на основе генотипа одной и той же линии. В стерильных пыльниках с текастским типом цмс по сравнению с соответствующими фертильными пыльниками наблюдается преждевременное накопление аланина на стадии тетрад. В дальнейшем этих различий уже не обнаруживается. На стадии созревания микроспор стерильные пыльники дают два таких нингидрин-позитивных пятна, которые отсутствуют или значительно слабее в хроматограммах фертильных пыльников. Одно из них идентифицировано с аспарагином; 4—5 дней спустя в фертильных пыльниках обнаруживаются большие количества пролина, а в стерильных его нет. А, В и S-типы цмс не были связаны с преждевременным накоплением аланина. Определение различий между формами с мужской стерильностью и

соответствующими фертильными формами привело к установлению ряда корреляций. Эдвардсон (1955) нашел некоторую положительную корреляцию между степенью фертильности и числом утолщений на хромосомах. Бликенштафф, Томпсон и Гарвей (1958) установили некоторую положительную корреляцию между степенью фертильности и высотой растений. Куперман, Марьяхина и Байсугурова (1959) также отмечают некоторое торможение роста верхних междоузлий у растений со стерильной пыльцой, в результате чего они оказываются несколько ниже фертильных растений. Они даже предлагают пользоваться признаком сближенности верхних междоузлий для ранней диагностики мужской стерильности у кукурузы. Кроме того, авторы отмечают заметное замедление развития метелок и более раннее развитие початков у стерильных по пыльце растений по сравнению с фертильными. Устинова (1959) отмечает, что у стерильных форм в фазе поздней трубки метелка имеет меньше боковых осей, колосков и цветочных почек, чем у фертильных форм.

Все вышеизложенные данные имеют большое значение для понимания природы цитоплазматической мужской стерильности. В этом плане совершенно необходимым оказывается и привлечение данных о модифицирующем влиянии условий среды на проявление признака стерильности пыльцы.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ПРИЗНАКА ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ

Многие исследователи занимались выяснением вопроса о модификационной изменчивости проявления признака цитоплазматической мужской стерильности или фертильности в зависимости от условий среды. Бриггс (1956, 1957) отмечает, что мужская стерильность у гибрида M1984 × M14 подвержена большому влиянию условий среды. Сравнительные исследования, проведенные Бриггсом, показали значительное влияние сроков посева на стерильность пыльцы в F_1 от скрещивания взятых семи стерильных образцов с фертильными анализаторами. Предполагается, что некоторые гены-модификаторы проявляются лишь в определенных условиях среды. О влиянии условий выращивания на выражение цмс типа линии 33-16 сообщали Джозефсон и Дженкинс (1948). Большая фертильность наблюдалась в более поздних посевах. Эдвардсон (1955) в 1951 г. у 10 гибридов (C106^F × латиноамериканские формы) нашел частично стерильные растения, а в 1952 году они отсутствовали. Описывается изменчивость выражения мужской стерильности у одних и тех же форм при выращивании в разных местностях. Интересен отмеченный Эдвардсоном (1955) факт нахождения растений, у которых фенотип подгонов не совпадал с фенотипом главного стебля в отношении фертильности пыльцы. В потомствах 7 гибридов встречались растения, у которых главные стебли несли фертильные или частично фертильные метелки, а подгоны имели стерильные метелки. В F_1 гибрида C106ms × Мексика 1073 два растения имели стерильную метелку на главном стебле и частично фертильную — на подгоне; а в F_1 гибрида C106ms × Перу 1487A у одного растения главный стебель нес стерильную метелку, а два подгона — фертильные.

Спрэг (1955) сообщает о наблюдениях, проведенных им совместно с Ричи (Richey), о том, что форма с цмс, выделенная Родсом (1933a), была стерильна при посеве в поле, но оказалась фертильной при посеве в вегетационном домике. Подобные наблюдения приводятся и у Роджерса (1954).

Дьювик (1956) сообщил о влиянии места выращивания на проявление мужской стерильности у растений в некоторых бэккроссах. Были получены следующие данные:

$(C106^T \times BN2) \times C106$
 $\begin{array}{ccc} & \uparrow & \\ \text{в Айове летом} & \longleftrightarrow & \text{во Флориде зимой} \\ 1 \text{ стер.} : 1 \text{ (част. стер. + ферт.)} & & 1 \text{ стер.} : 1 \text{ ферт. (част. стер. не было).} \end{array}$

Джонс (1950b) в Коннектикуте получил следующее расщепление в бэккроссе:

$(C106^T \times Ky21) \times C106 \rightarrow 1 \text{ стер.} : 1 \text{ ферт.}$

Дьювик в этом же бэккроссе в Айове получил очень много частично стерильных растений. Он объясняет это влиянием суровых условий жаркого и сухого лета в Айове в 1951 и 1955 гг. Весьма интересны также обсуждавшиеся уже данные Джонса, Стэнсона и Ху (1951) о различном расщеплении по признаку имс в потомствах отцов и тех же гибридов при выращивании их в годы с различными погодными условиями.

Хаджинов (Хаджинов и Галеев, 1956), сообразив с результатами испытаний 40 линий и простых гибридов на отношение к мужской стерильности, отмечает, что различие в сроках посева не оказывает на проявление признака имс. Галеев (1956) при испытании 20 образцов с имс по той же методике обнаружил влияние сроков посева на проявление мужской стерильности. Растения первого срока посева попали в более неблагоприятные условия, и среди них стерильных растений было в среднем на 13% больше. Роджерс и Эдвардсон (1952) не обнаружили различий в проявлении признака имс при выращивании ряда линий и гибридов в разные годы в различных местностях. Авторы отмечают, что при всех этих испытаниях погодные условия были благоприятными для нормального развития и функционирования фертильной пыльцы.

Бликенштафф, Томпсон и Гарвей (1958) получили для двух гибридов заметные различия в проявлении стерильности в зависимости от места и времени выращивания растений (табл. 2). Испытание ряда гибридов в вегетационном домике показало, что длинный фотопериод при высоких температурах подавляет фертильность.

Таблица 2

Проявление мужской стерильности у двух гибридов кукурузы в зависимости от условий выращивания растений
(Количество растений в %)

| Условия выращивания | цмс \times K64 | | | цмс \times Oh29 | | |
|---|------------------|-------------|-------|-------------------|-------------|-------|
| | стер. | част. ферт. | ферт. | стер. | част. ферт. | ферт. |
| В Рэли, летом | 34 | 45 | 21 | 7,2 | 71,4 | 21,4 |
| В Хоумстед, зимой | 0 | 100 | 0 | — | — | — |
| В вегетационном домике, зимой | — | — | — | 0 | 100,0 | 0 |

Довольно много работ проводится различными авторами по химической стимуляции мужской стерильности у кукурузы (воздействие малеиновым гидразидом, гиббереллином). Однако данные по этому вопросу весьма противоречивы. К тому же химическая стимуляция мужской стерильности имеет лишь косвенное отношение к выяснению при-

роды цитоплазматической мужской стерильности. Поэтому здесь ограничимся лишь упоминанием об этих работах.

Данные о влиянии условий среды на признак мужской стерильности имеют большое значение в том плане, что они заставляют проявлять осторожность при суммировании результатов, полученных в разных географических пунктах или с использованием теплиц и вегетационных домиков. Они требуют также при сопоставлении данных обязательного учета почвенных условий и погодных условий года.

Полученные к настоящему времени многочисленные сведения о цитологических и физиологических основах цитоплазматической мужской стерильности, о корреляциях этого признака с другими признаками растения, данные о влиянии условий среды, и химических агентов на признак цмс могут при тщательном сопоставлении и изучении дать представление о природе этой стерильности и ее причинах. Эти факты, а также данные генетического анализа могут дать селекционерам возможность сознательного управления теми процессами, которые приводят к образованию стерильной и фертильной пыльцы.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКА ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ В СЕЛЕКЦИИ КУКУРУЗЫ

Глубокое изучение признака цмс у кукурузы было стимулировано, главным образом, его огромной значимостью для селекции и семеноводства. Предлагаются, обсуждаются и применяются различные схемы использования этого признака в селекции (Галеев, 1958, 1959а, 1959б; Джозефсон, 1958; Жуковский, 1959; Коварский, 1959; Роджерс и Эдвардсон, 1952; Наджинов, 1956, 1957а, 1958, 1959; Брандolini, 1958, 1959; Эдвардсон, 1955, 1956; Джонс, Стинсон и Ху, 1957; Ленг и Баумен, 1955; Стрингфилд, Stringfield, 1958а, 1958б). Широко используется схема, предложенная Мангельсдорфом. Схема эта следующая:

1. $\{[(\text{цмс} \times A) \times A] \times A\} \times A$
 \downarrow
 $A_{\text{мс}}$
2. $A_{\text{мс}} \times B \text{ закрепитель мс} \longrightarrow (A \times B)_{\text{мс}}$
3. $C \text{ восстановитель фертильности} \times D \text{ восстановитель фертильности}$
 \downarrow
 $(C \times D) \text{ восстановитель фертильности}$
4. $(A \times B)_{\text{мс}} \times (C \times D) \text{ восстановитель фертильности}$
 \downarrow
 $(A \times B) \times (C \times D) \text{ ферт.}$

Если в этой схеме линии С и D — полные восстановители фертильности, то двойной межлинейный гибрид полностью фертилен, но в этом случае при производстве отцовского простого гибрида необходимо обрывание метелок. Если же будем иметь $C_{\text{мс}}$, а D — восстановитель фертильности, то весь процесс проходит без обрывания метелок, но двойной гибрид имеет лишь половину растений с фертильной пылью.

Необходимость усовершенствования семеноводства уже существующих хороших районированных гибридов сталкивается подчас с отсутствием аналогов линий отцовского простого гибрида, которые восстанавливали бы фертильность. Тогда временно приходится ограничиваться тем, что необходимость обрывания метелок устраняется лишь при производстве материнского простого гибрида и при производстве семян двойного гибрида, но все растения двойного гибрида имеют в этом случае стерильную пыльцу, что вызывает необходимость подмешивать

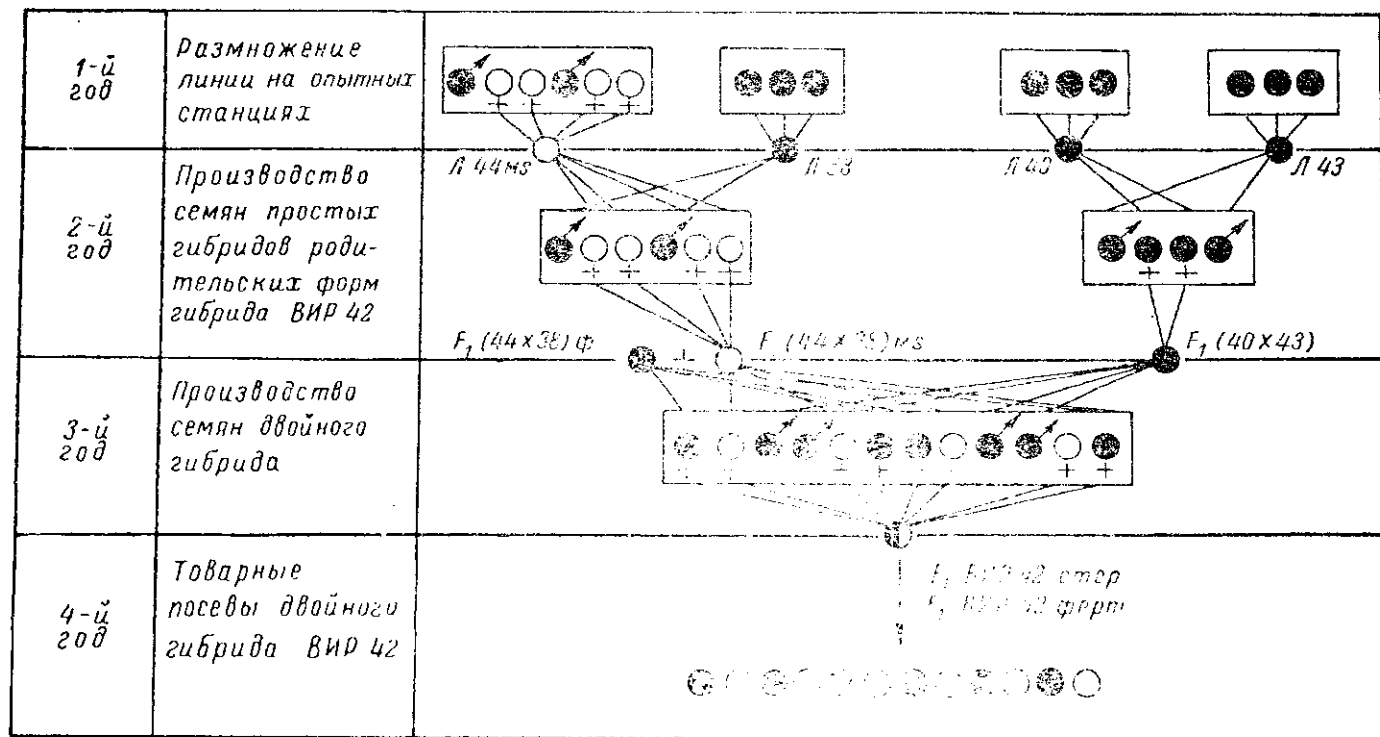


Рис. 1. Схема семеноводства двойного мутанта (линия гибрида ВИР 42) с использованием цитоплазматической мужской стерильности (линия Л 44ms).

1 — растения с мужской стерильностью; 2 — растения с фертильностью.

50% семян фертильной формы, полученной по нормальной схеме, с обрыванием метелок. Такая схема (рис. 1) используется уже в нашей стране в семеноводстве гибридов ВИР42 (Галеев, 1959а, 1959б; Коварский, 1959), ВИР156 (Хаджинов, 1959), Кишиневский 102 и Кишиневский 109 (Коварский, 1959). Эта схема позволяет, правда, сократить экономический эффект оказывается очень большим. В США в 1958 г. около 50% всех гибридных семян кукурузы производилось по типу смешения (Report of the Tenth FAO Hybrid Maize Meeting, 1958).

В последнее время Галеевым предложен новый перспективный принцип применения цмс в селекции и семеноводстве. Он заключается в том, что в семеноводстве гибрида используются сразу несколько различных типов цмс (Г. С. Галеев использует молдавский и техасский типы цмс). Основывается этот принцип на разной генетической природе разных типов цмс, в силу чего одна и та же линия может проявлять стерильность в скрещивании с одним типом цмс и быть хорошим восстановителем фертильности при другом типе цмс. Например, по данным Галеева (1959б), линии ВИР44, ВИР109 и ВИР115 — хорошие закрепители стерильности молдавского типа и прекрасные восстановители фертильности для техасского типа цмс. Линии ВИР20, ВИР26 и ВИР82, наоборот, закрепляют стерильность техасского типа и восстанавливают фертильность в скрещивании молдавского типа цмс.

Таблица 3

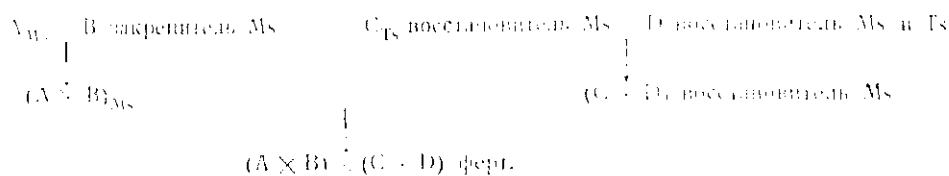
Отношение различных инцухт-линий кукурузы к техасскому и молдавскому типам цмс
(Количество растений)

| Линии инцухт-линий | Молдавский тип цмс | | | | Техасский тип цмс | | | |
|--------------------|--------------------|-------|------------|-------|-------------------|-------|------------|-------|
| | всего | стер. | полу-стер. | ферт. | всего | стер. | полу-стер. | ферт. |
| ВИР23 | 114 | 46 | 44 | 124 | 77 | 47 | 1 | 12 |
| ВИР27 | 129 | 64 | 19 | 47 | 58 | 55 | 3 | 0 |
| ВИР135 | 38 | 11 | 11 | 16 | 40 | 40 | 0 | 0 |
| ВИР44 | 40 | 38 | 2 | 0 | 38 | 15 | 1 | 23 |
| ВИР84 | 40 | 35 | 5 | 0 | 37 | 10 | 13 | 14 |
| ВИР219 | 28 | 27 | 1 | 0 | 36 | 17 | 3 | 16 |
| ВИР39 | 129 | 104 | 11 | 14 | 58 | 0 | 2 | 56 |
| ВИР44 | 192 | 192 | 0 | 0 | 98 | 0 | 1 | 97 |
| К | 18 | 15 | 3 | 0 | 40 | 0 | 0 | 40 |
| К382-1 | 40 | 40 | 0 | 0 | 37 | 2 | 19 | 16 |
| Г635 | 38 | 38 | 0 | 0 | 38 | 11 | 4 | 23 |
| К33-1 | 70 | 25 | 13 | 32 | 39 | 13 | 21 | 5 |
| Г6135с 630-2 | 38 | 15 | 10 | 13 | 38 | 31 | 4 | 3 |
| Г6500 | 5 | 1 | 0 | 4 | 32 | 17 | 13 | 2 |
| Г6144-1 | 40 | 0 | 3 | 37 | 39 | 14 | 24 | 1 |

Хаджинов (1957б) провел обширные работы по изучению отношения различных линий к молдавскому и техасскому типам цмс. Данные по некоторым из них собраны в табл. 3. Анализ данных таблицы подтверждает различную генетическую природу двух типов цмс. Это особенно хорошо видно на примере линий ВИР39, ВИР44, К, К382-1 и др. Подобные же данные приводятся и в упоминавшейся уже работе Бриггса (1957). 10 инцухт-линий — анализаторов — получил четкую характеристику по их отношению к семи различным типам цмс. Линии К63, К64.

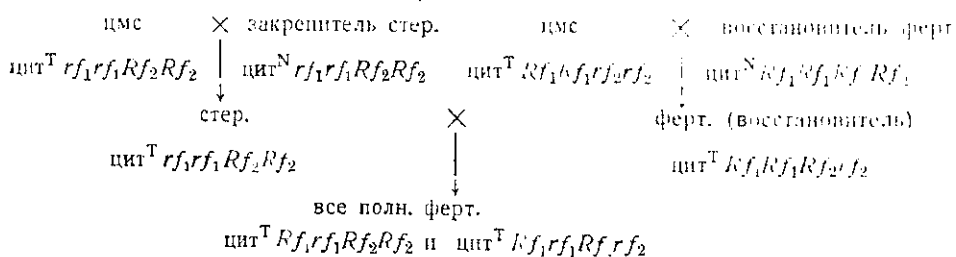
K55, M14 оказались специфическими восстановителями фертильности для техасского типа цмс, с шестью остальными типами цмс они давали потомство со стерильной пылью. Можно было бы ожидать наличия и таких линий, которые будут универсальными восстановителями фертильности или универсальными закрепителями стерильности для различных типов. Бриггл (1957) обнаружил такие линии. Линия Mo2Rf оказалась универсальным закрепителем стерильности для всех семи типов цмс; линия Ky21 оказалась универсальным восстановителем фертильности, линия Ky39 восстанавливала фертильность в случае всех типов цмс, кроме техасского, по отношению к которому она является закрепителем стерильности. Джозефсон (1955) изучал отношение линий к техасскому типу цмс и к стерильности, происходящей от линии 33-16. Особенно резкую разницу в отношении к этим двум типам цмс показали линии Ky39, K55, H21, K63, Ky209, Ky49, K64. Линии Ky21 и Ky122 в обоих случаях восстанавливали фертильность бесплодных. По данным Уэджеса, Стинсона и Ху (1957), линии W19 и A158 оказались универсальными закрепителями стерильности для семи типов цмс.

Все это позволяет принципиально охарактеризовать схему, предложенную Галескием:



Этот принцип положен в основу разрабатываемой сейчас на Кубинской опытной станции ВНИР схемы семеноводства двойного межлинейного гибрида ВНИР310.

Следует, однако, подчеркнуть, что углубленное изучение генотипов линий закрепителей стерильности и восстановителей фертильности тем, вышеупомянутые работы Дьювика (Дьювик, 1950, 1959) дает возможность предложить принципиальную схему семеноводства двойного межлинейного гибрида с полностью восстановленной фертильностью на основе использования лишь одного типа цмс (Т-тип). При этом все семеноводство проходило бы без обрывания метелок:



Приведенные схемы ясно показывают, насколько важными являются работы по получению хороших, полных восстановителей фертильности и закрепителей стерильности. Для перехода на семеноводство гибридной кукурузы с использованием признака цмс необходимо прежде всего иметь аналоги ценных фертильных аналогов» производят опыление стерильной формы пылью той линии, в которую нужно внести признак цмс. Одновременно растения этой линии, использованные в качестве опылителей, подвергаются самоопылению. Из гибридов со стерильной формой выбираются для дальнейшей работы лишь те, которые

имеют полностью стерильную пыльцу, а в исходной линии соответственно выбираются потомства тех растений, которые участвовали в получении этих гибридов с полной мужской стерильностью. Далее приводится серия насыщающих скрещиваний (бэккроссов) с исходной линией. При этом каждый раз в качестве материнских растений используются растения с полной мужской стерильностью, наиболее близкие по типу к исходной линии; в линии же продолжается параллельный отбор растений, не способных восстанавливать фертильность пыльцы. К четвертому поколению таких насыщающих скрещиваний достигается обычно практически полное сходство стерильного аналога с исходной линией (Хаджинов, 1959; Галеев, 1959б). Одновременно вырабатывается и фертильная подлинная, служащая опылителем при воспроизведении и размножении стерильного аналога.

Опыт показывает, что линий-закрепителей значительно больше, чем линий-восстановителей. Поэтому многие селекционеры и в нашей стране, и за границей заняты поисками восстановителей. Прежде всего, как правило, восстановители для того или иного типа цмс могут быть обнаружены в тех же образцах, в которых найдены сами стерильные формы. Так, ряд восстановителей для техасского типа цмс был найден в сорте Mexican June, а для молдавского типа цмс — в молдавской местной кукурузе (Хаджинов, 1959). Иногда цитоплазму, обуславливающую мужскую стерильность, содержит форма, сама по себе фертильная. Такова линия 3316 (Джозефсон, 1955). В таких случаях эти формы содержат уже полный набор генов-восстановителей для данного типа цмс, что значительно облегчает работу селекционера.

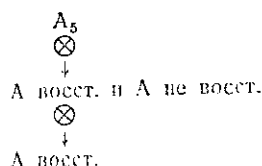
В настоящее время разрабатываются методы селекции восстановителей (Экхардт, 1953; Галеев, 1959а, 1959б; Джоис, Стинсон и Ху, 1957; Хаджинов, 1959; Брандолини, 1958, 1959). Один из таких методов состоит в том, что линия, сорт, простой гибрид или гибридная популяция используются в качестве опылителя в скрещивании с формой-восстановителем. В F_2 большое число растений подвергается самоопылению с одновременным переносом пыльцы с них на стерильные растения. В дальнейшем отбираются только те семьи, которые при анализе на стерильных растениях восстановили фертильность. Другой метод состоит в получении новых линий путем самоопыления гибридов, в составе которых имеются линии-восстановители. Так, линия Г6302 была выведена из гибрида ВИР42, в составе которого есть линия-восстановитель ВИР44, а линия Г6251 выведена из гибрида ОК16, в составе которого две линии — ВИР109 и ВИР115 — являются восстановителями. В качестве третьего метода применяется опыление любой формы с мужской стерильностью каким-либо восстановителем. В ряде последующих поколений самоопыляются только полностью фертильные растения. Однако следует помнить, что такие восстановители несут «стерильную» цитоплазму (Хаджинов, 1959).

Хаджинов (1959) предложил интересный и простой способ повышения восстановительной способности отцовских простых гибридов в семеноводстве двойных межлинейных гибридов. Отцовский простой гибрид типа (линия с цмс \times линия-восстановитель) в F_1 будет иметь лишь 50% пыльцы с восстановительными свойствами, а в F_2 — уже 67%.

Предлагается также ряд схем получения для ценных, широко используемых линий их аналогов, обладающих восстановительной способностью. Согласно одной из этих схем (Хаджинов, 1959) производится скрещивание восстановителя с линией, которой нужно передать восстановительную способность. Затем в течение 4—5 лет проводятся насыщающие скрещивания (бэккроссы) с отбором по типу требуемой линии

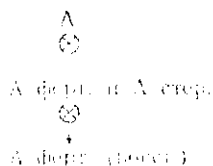
и анализом восстановительной способности на стерильных растениях. После этого производится дважды самоопыление для выделения гомозиготного восстановителя.

1. $B \text{ восст.} \times A \rightarrow (B \times A)$
2. $\{[(B \times A) \times A] \times A\} \times A \dots$



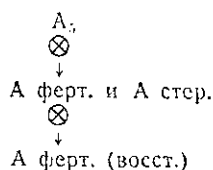
При другой схеме (Экхардт, 1953; Брандштатт, 1958, 1959; Галеев, 1959б; Хаджинов, 1959) за исходное берется гибридное растение стерильной формы с восстановителем. После этого создается гибридный гибрид, где в качестве опылителя используется линия, стерильную нужно придать восстановительскую способность. Затем следует 1-й и 2-й поколения насильственных скрещиваний с отбором гибридов, способных давать потомство на линии требуемой линии. Далее в каждом поколении отбираются гибриды, способные давать потомство гомозиготы, способной к самоопылению.

1. $\text{Амс} \times B \text{ восст.} \rightarrow (\text{Амс} \times B) \text{ ферт.}$
2. $\{(\text{Амс} \times B) \times \text{Амс}\} \times \text{Амс} \rightarrow \text{Амс} \times \text{Амс} \times B \text{ ферт.}$



Эта схема видоизменяется, если линия A уже имеет стерильный аналог Амс, а требуется получить A восст. (Галеев, 1959б; Джонс, Стинсон и Ху, 1957; Хаджинов, 1959). Тогда Амс скрещивается с восстановителем, и в дальнейшем проводятся насильственные скрещивания с использованием Амс каждый раз в качестве материнской формы, а в качестве отцовской — фертильных растений из обкресных потомств B в конце — опять-таки дважды самоопыление.

1. $\text{Амс} \times B \text{ восст.} \rightarrow (\text{Амс} \times B) \text{ ферт.}$
2. $\text{Амс} \times (\text{Амс} \times B)$
3. $\dots \text{Амс} \times \{ \text{Амс} \times [\text{Амс} \times (\text{Амс} \times B)] \text{ ферт.} \} \text{ ферт.}$



Следует иметь в виду, что полученные двумя последними способами восстановители несут «стерильную» цитоплазму. Джонс, Стинсон и Ху (1957) сообщают о том, что по этой схеме уже получены аналоги, обладающие восстановительной способностью, для многих широко используемых линий. Такие аналоги-восстановители имеют дополнительные символы TF (для техасского типа цмс) и SF (для S-типа цмс) и указание в скобках на ту линию, которая послужила источником генов-восстановителей.

Очевидно, будет полезно для селекционеров собрать данные о полных и частичных восстановителях фертильности для техасского типа цмс, поскольку этот тип цмс находит наиболее широкое применение.

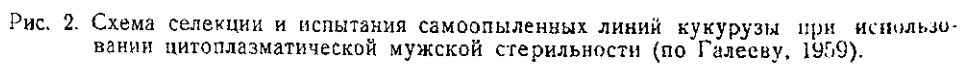
Восстановители фертильности для техасского типа цмс

| Полные восстановители | Авторы |
|--|---|
| ВНР44, ВНР109, ВНР115 K, 24, 28, A341, H53, W153R, YW5, BK, CI375, CB19, CMI, K1-1 Ky21, Tx171c, M14WS, Ag172A, Michi-0, SL20-26- 3-1, gto-19-20-A-5-4, coach-8-50-A 1-1 ВНР44, K1, K357, F6155c/918-1 F6502, F6551 K65, K6, Tx184, Tx127c, TxGJ130 K6, F6127c, TxGJ130, Ky21, K55 F65130, Ky21, Ky122, K6, K7, K6, A14, E181, A417, C1-1 T112, A190, Tx127, Ky21, NC77, C209, NY16, A293, A14, W153R, H53, F65R, A187c (Ky21), C1-1, K127c, H11F (C1-1), W11TF (Ky21), W11F (C1-1), C1-1F (Ky21), Oh43TF (Ky21), Oh43TF (C1-1), H11F (M610), F20TF (Ky21), C1-1F (C1-1), F11F (Ky21), C101F (Ky21), C101F (C1-1), K1F (Ky21) B6, F1011, W153, K21, K5 K5, Tx127c, Tx127c 17 образцов из Мекенки, Центральной и Южной Америки | Галеев, 1957, 1959a, 19596 Галеев, 1959a, 19596 Галеев, неопубл. Хаджинов, 19576 Хаджинов, 1959 Бликенштафф, Томисон и Гар- вей, 1958 Брита, 1957 Джозефсон, 1955 Джонс, Стинсон и Ху, 1957 Льюис, 1959 Роджерс и Эдвардсон, 1952 Эдвардсон, 1955 |

Частичные восстановители

| | |
|--|---|
| ВНР30, ВНР60, ВНР157, W153R, N1283, A71, M14, C118, 25, 62, 26, 643, 704, H-701 Hy, O645, A16, W15, B21, W58, 179, N11, N12, 11020 267-2 2-4-5, Ver-100 A-1-4, C28-27 31, 34, 84, 238, K382, K312c, F677, F6365 K64, C5, C120 K64, M14 A415, K64, F202 C161, M14, Oh29, Oh11, A71 Hy, K20, B181, M1, M521A, OK 177E, Tx4R-5, Tx325, C17, K64 57 образцов из Мекенки, Центральной и Южной Америки | Галеев, 19596 Галеев, неопубл. Хаджинов, 19576 Бликенштафф, Томисон и Гар- вей, 1958 Брита, 1957 Джозефсон, 1955 Джонс, Стинсон и Ху, 1957 Роджерс и Эдвардсон, 1952 Эдвардсон, 1955 |
|--|---|

Признак цмс используется в производстве не только двойных межлинейных гибридов, но и сортолинейных гибридов. Для этого приходится выделять из сорта формы, способные сохранять мужскую стерильность, и из них затем составлять синтетическую сортовую популяцию. Одновременно создается и стерильный аналог такой синтетической популяции. Сейчас по такой методике в Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства ведется работа с сортами Воронежская 76, Глория Янецкого, Стерлинг. В 1958 году синтетическая популяция сорта Воронежская 76 была уже использована для создания сортолинейных гибридов Краснодарские 16с и 17с и ВНР326с (Хаджинов, 1959).



Существует мнение о том, что селекция с использованием признака цмс заметно удлиняет сроки работы с новыми гибридами (Спрэг, 1955). Галеев (1959б) предложил новую схему работы по селекции кукурузы, усовершенствовав схему Рундфельдта.

Принципиально новое в этой схеме заключается в том, что предлагается отношение линий к мужской стерильности и комбинационную ценность их изучать одновременно, используя в качестве тестера стерильный простой гибрид. Подбираются линии для новых материнских простых гибридов и одновременно создаются для них стерильные аналоги. Такой более урожайный (по сравнению со стандартом) материнский стерильный простой гибрид в дальнейшем может быть использован в качестве нового тестера. Создаваемые на его основе новые гибриды будут отличаться еще более высокой урожайностью. Таким образом, обеспечивается непрерывность селекции (рис. 2).

Использование в селекции и семеноводстве линий с цмс заставило проверить, не снижается ли урожай при использовании этого признака. Над этим работали многие селекционеры: Роджерс и Эдвардсон (1952), Эдвардсон (1955), Дьювик (1958), Стрингфилд (1958а, 1958б), Бликенштафф, Томпсон и Гарвей (1958), Галеев (1959а, 1959б), Коварский (1959). Все они сходятся на том, что снижение урожая при использовании цмс не происходит. Часто, напротив, наблюдается превосходство форм, полученных с участием цмс, над фертильными аналогами этих форм. Данные, приводимые в работе Галеева (1959а), прекрасно это подтверждают (табл. 4). Гибрид ВНР42, семеноводство которого уже

Таблица 4

Сравнительная урожайность стерильной и фертильной форм нескольких гибридов (в ц/га)

| Гибрид | Урожай стерильной формы | Отклонение урожая стерильной формы от урожая фертильной формы (в ц/га) |
|------------------|-------------------------|--|
| ВНР42 | 67,5 | -0,2 |
| ВНР43 | 73,0 | +0,3 |
| ВНР327 | 68,2 | +3,9 |
| ВНР344 | 63,1 | +2,6 |

начинает в широких масштабах проводиться с использованием цмс, по данным сортоиспытания на 4 сортоучастках Краснодарского края (1957—1958), дал в среднем превышение урожая стерильной формы над фертильной в 1,5 ц/га. Коварский (1959) отмечает, что гибрид Кишиневский 109 стерильный на 7 сортоучастках показал урожай, одинаковый с фертильным аналогом. Гроган (1958), изучая реакцию кукурузы на удаление метелок, пришел к выводу о том, что преимущество в продуктивности растений с удаленными метелками над контрольными растениями может достигать 50—90% при недостатке питательных веществ. Если такой провокационный фон отсутствует, то и разница может быть подчас совершенно незаметна. С таким выводом хорошо согласуются данные Дьювика (1958) о том, что стерильные формы гибридов давали больший урожай по сравнению с фертильными аналогами при густоте стояния 16, 19 и 22 тыс. растений на акр и меньший — при густоте стояния 7, 10 и 13 тыс. растений на акр. Кроме того, преимущество в урожайности стерильных форм по сравнению с фертильными аналогами наблюдалось при посеве в Иллинойсе, но в Айове картина была обратная.

Данные Дьювика (1958) позволяют также установить влияние гестипа на сравнительную урожайность стерильной и фертильной форм гибридов. Простой гибрид SC1 ($WF9 \times P3$) является материнской формой двойного гибрида DC3 ($WF9 \times P3$) \times ($P5 \times M14$). Однако стерильная форма DC3 заметно превосходила фертильную форму по урожаю, тогда как стерильная форма SC1 значительно уступала в урожайности фертильной форме. Стрингфилд (1958a) выдвинул даже предположение о гетерозисной природе взаимодействия генов восстановителей фертильности со «стерильной» цитоплазмой в отношении урожайности, так что

$$\text{цит}^N rfrf < \text{цит}^S rfrf < \text{цит}^S Rfrf.$$

В какой-то мере с таким выводом согласуется утверждение Коварского (1959) о том, что у стерильных форм гибридов в постопыльных поколениях имеет место значительное снижение гетерозиса. Следует, однако, отметить, что в своем диссертационном труде Стрингфилд (1958b) не обнаружил влияния цитоплазмы на урожайность гибридов.

В деле практически полного устранения признака цмс у гибридов и семеноводстве кукурузы и пшеницы при скрещивании с «стерильными» формами гибридов ВИР12 (Хаджинов, 1959), ВИР15 (Коварский, 1959), ВИР156 и ВИР117 (Хаджинов, 1959), Бамин-1 (1952) и Кинан-1 (1951) (Коварский, 1959), 17-19-го века в Краснодарском крае и других селекционных гибридах с «стерильными» формами гибридов ВИР281Ке, ВИР257Ке, Краснодарские 18е, 19е, 20е, 21е, 22е, 23е, 24е, 25е, 26е, 27е, 28е. Гибриды Кубанские 1е, 2е и 3е имеют постопыльную восстановительную фертильность. С использованием имеющегося сортового материала Краснодарские 16е и 17е и ВИР326е (Хаджинов, 1959).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цитоплазматическая мужская стерильность найдена уже у многих растений. Она может рассматриваться как один из путей эволюции покрытосемянных к раздельнополости (двудомности).

Признак цмс широко используется в селекции и семеноводстве гибридов у самых различных культур. Особенно широко он используется в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы, устраняя необходимость в проведении трудоемкой работы по кастрации материнских форм гибридов.

В настоящее время известно уже много различных форм кукурузы с цмс. Однако, наследование этого признака до сих пор изучалось лишь у нескольких таких форм. Установлено, что признак цмс обусловлен определенным взаимодействием ядерных генов и цитоплазмы. В случае техасского типа цмс установлено даже примерное число таких генов и локализация некоторых из них в хромосомах кукурузы. Необходимо провести сравнительное генетическое изучение возможно большего числа известных к настоящему времени типов цмс на основе генотипа одной и той же линии. Это, может быть, позволит вскрыть у ряда этих типов цмс наличие лишь одного или немногих типов специфической «стерильной» цитоплазмы.

В цитоплазме растений, обладающих признаком цмс, не обнаружено каких-либо специфических морфологических структур по сравнению с цитоплазмой растений, имеющих фертильную пыльцу. Хроматографические исследования показали различия в аминокислотном составе между стерильными и фертильными пыльниками на определенных стадиях развития.

Изменчивость в проявлении мужской стерильности под влиянием условий среды различна у различных типов цмс. Поэтому необходимо изучить проявление мужской стерильности у различных типов цмс в ряде районов с различными почвенно-климатическими условиями. Оценивая результаты, полученные при выращивании форм с признаком цмс в разных районах и в разные годы, необходимо учитывать изменчивость в проявлении этого признака.

Изучение наследования и проявления признака цмс, исследование физиологии и цитохимии фертильных форм и форм со стерильной пылью — все это в целом может дать представление о природе цитоплазматической мужской стерильности.

В селекции и семеноводстве широко используются линии закрепления стерильности и восстановители фертильности. Разработан ряд методов получения таких линий. Предлагается новая схема селекции кукурузы, предусматривающая одновременную оценку комбинационной способности линий и их отношения к признаку цмс. Представляется перспективным использование нескольких различных типов цмс при получении гибридных межлинейных гибридов.

Урожайность форм со стерильной пылью равна урожайности их фертильных аналогов или даже превосходит ее.

CYTOPLASMIC MALE STERILITY IN THE MAIZE (ZEA MAYS)

V. G. Smirnov

The article comprises a survey of the data on the cytoplasmic male sterility in corn that have been published up to the present time in the Soviet and foreign literature (over 40 publications).

The types of cms known at present are described. The problems of the inheritance and of the modifications of cms are discussed and the data are exposed on the cytological and physiological characteristics of the forms with cytoplasmic male sterility as well as on the use of cms in selection.

ЛИТЕРАТУРА

- Галеев Г. С. 1956. «Селекция и семеноводство», 1: 29—36.
Галеев Г. С. 1957. «Кукуруза», 12: 27—31.
Галеев Г. С. 1958. В кн: «Достижения по растениеводству», М., Сельхозгиз.
Галеев Г. С. 1959. «Кукуруза», 2: 38—42.
Галеев Г. С. 1959б. Вестник с.-х. науки, 6: 43—54.
Гроган К. 1958. «Сельское хозяйство за рубежом», 3: 60—65.
Джонсфсон Л. 1955. «Сельское хозяйство за рубежом», 3: 65—76, 1958.
Жуковский Н. М. 1959. Вестник с.-х. науки, 8: 9—19.
Коварский А. Е. 1959. «Кукуруза», 10: 34—37.
Куперман Ф. М., Н. Я. Марьяхина, А. М. Байсугурова. 1959. «Кукуруза», 5: 16—19.
Мкртчян А. А. 1957. Бюлл. научно-техн. информ. Арм. НИИ Земледелия, 2: 15—16.
Роджерс и Эдвардсон. 1952. В кн: «Гибридная кукуруза», М., ИЛ, 1957: 204—207.
Спрэг Дж. Ф. 1955. В кн: «Кукуруза и ее улучшение», М., ИЛ, 1957.
Устинова Е. Н. 1959. Докл. АН СССР, 127, 3: 689—692.
Хаджинов М. И. 1956. В кн. Всесоюзное совещание по производству гибридных семян кукурузы в Ленинградском 28—30 марта 1956 г. М., Сельхозгиз: 162—171.
Хаджинов М. И. 1957а. «Селекция и семеноводство», 1: 8—13.
Хаджинов М. И. 1957б. Бюлл. научно-техн. информ. КНИИСХ вып. 1: 23—27.
Хаджинов М. И. 1958. «Кукуруза», 1: 27—32.
Хаджинов М. И. 1959. «Кукуруза», 4: 19—23.
Хаджинов М. И. и Г. С. Галеев. 1956. В кн: «Кукуруза в 1955 году», вып. 3. М., Сельхозгиз: 233—273.

- Blickenstaff J., D. J. Thompson and P. H. Harvey. 1958. *Agron. j.*, **50**, 8: 430—434.
- Brandolini A. 1958. «Maydica», Bergamo, 3: 99—118.
- Brandolini A. 1959. «Maydica», Bergamo, 4: 13—23, 55—61.
- Briggle L. W. 1956. *Agron. j.*, **48**: 12.
- Briggle L. W. 1957. *Agron. j.*, **49**: 543—547.
- Brunson. 1954. *Urr* no Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1958.
- Buchert J. G. 1958. *Urr* no Everett, 1958.
- Buchert J. G. 1959. «Genetics», **44**, 4 (1): 501.
- Chang. 1954. *Urr* no Jones, Stinson, a. Khoo, 1957.
- Duvick D. N. 1956. «Genetics», **41**, 4: 544—565.
- Duvick D. N. 1958. *Agron. j.*, **50**, 3: 121—125.
- Duvick D. N. 1959. «Genetics», **44**, 4 (1): 508.
- Eckhardt. 1953. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Eckhardt. 1954. *Urr* no Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1958.
- Edwardson J. R. 1955. *Agron. j.*, **47**, 10: 457—461.
- Edwardson J. R. 1956. *Bot. rev.*, **22**, 10: 686—738.
- Emerson R. A., G. W. Beadle and A. C. Fraser. 1955. *Gen. Agr. exp. sta. Monogr.* 180: 1—83.
- Everett H. E. 1958. Report of the Thirteenth northeastern corn industry conference, New York City, February 28 and March 1—11.
- Freeman. 1952. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Gabelman W. H. 1951. *Proc. Nat. Acad. sci. USA*, **35**, 11: 641—645.
- Gini. 1939. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Jenkins. 1957. *Urr* no Jones, Stinson a. Khoo, 1957.
- Jones. 1958. *Urr* no Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1958.
- Jones. 1959. *Urr* no Duvick, 1956.
- Jones D. F., H. T. Stinson and C. Khoo. 1957. *Bull. econ. agr. Sci. Ind.*
- Josephson a. Jenkins. 1948. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Khoo C. and H. T. Stinson. 1957. *Proc. Nat. Acad. sci. USA*, **43**, 11: 641—647.
- Long E. R. and E. F. Bauman. 1955. *Agron. j.*, **47**, 4: 183—191.
- Mangelsdorf. *Urr* no Potzkepey a. Gamaokey, 1952.
- Report of the Tenth FAO hybrid maize meeting held at Madrid, Spain, from 22 to 27 September, 1958. FAO, UN, Rome; Agric. Div., 1958; FAO 38, 108210—24.
- Rhoades M. M. 1931. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Rhoades M. M. 1932a. *Urr* no Edwardson, 1956.
- Rhoades M. M. 1933b. *Urr* no Jones, Stinson a. Khoo, 1957.
- Rhoades M. M. 1950. *Proc. Nat. Acad. sci. USA*, **36**, 11: 634—635.
- Rogers. 1954. *Urr* no Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1956.
- Schwartz D. 1951. «Genetics», **26**, 676—696.
- Snyder. 1955. *Urr* no Blickenstaff Thompson a. Harvey, 1956.
- Stringfield G. H. 1958a. *Agron. j.*, **50**, 4: 215—218.
- Stringfield G. H. 1958b. *B. kn.*: Report of Thirteenth Hybrid Corn Industry Research Conference, held in Chicago, Illinois, December 3 and 4, 1958. Publ. Amer. Seed Tr. Assoc., 1958. 13.
- Thomas a. Johnson. 1956. *Urr* no Blickenstaff, Thompson a. Harvey, 1958.